LA PAROI DES ASQUES CHEZ LES PYRÉNOMYCÈTES : ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE.

II. LES ASQUES UNITUNIQUÉS

par A. PARGUEY-LEDUC et M.C. JANEX-FAVRE*

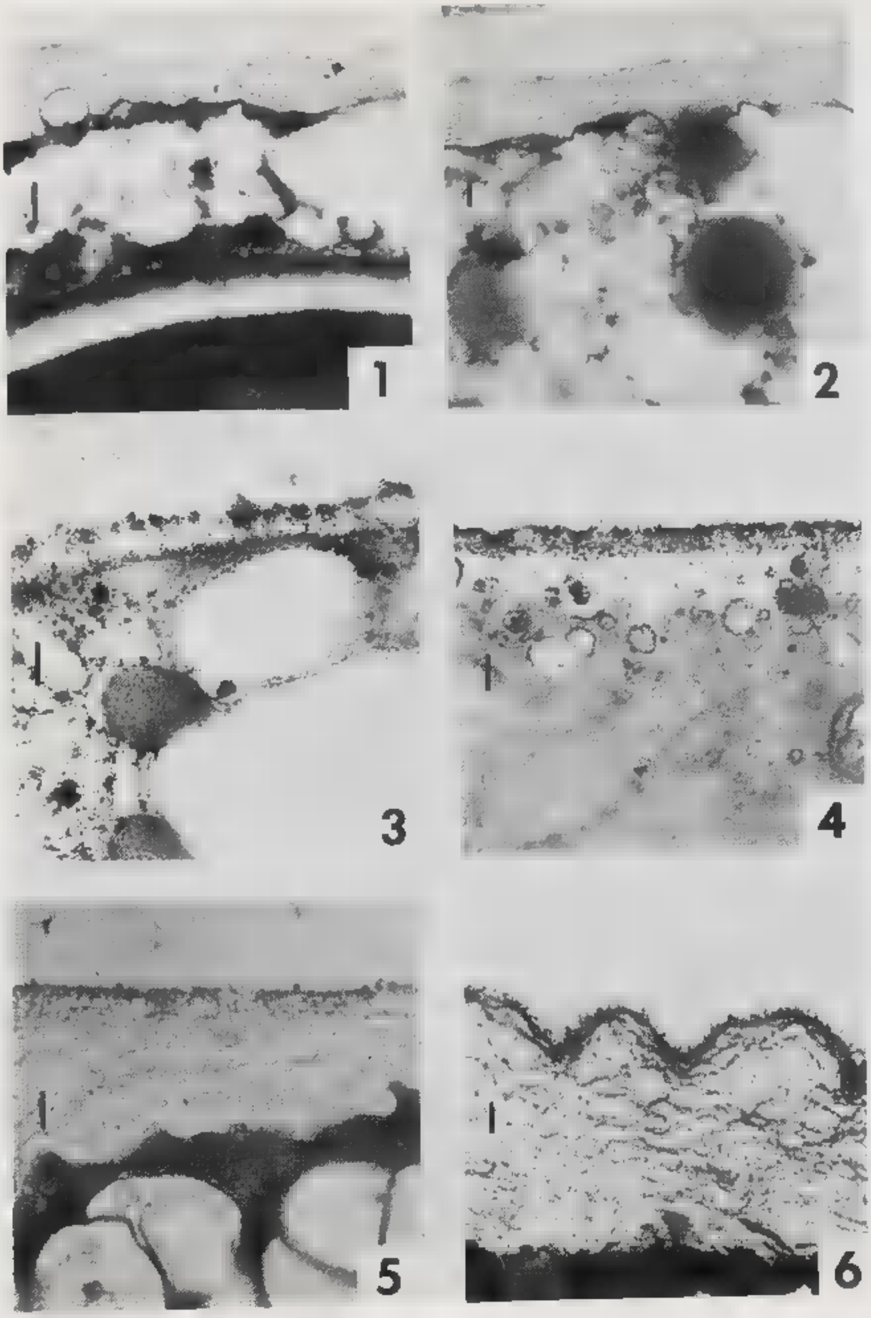
RÉSUMÉ. — Chez les Pyrénomycètes unituniqués, la paroi ascale comporte deux tuniques superposées : 1. L'exoascus, toujours mince, simple ou double; 2. L'endoascus, un peu plus épais et rattaché à trois types structuraux (type I fibrilleux; type II granuleux, puis à fibrilles parallèles; type III, également granuleux, mais ensuite à fibrilles anastomosées). Comparés aux Pyrénomycètes bituniqués, les Unituniqués se caractérisent par : - la minceur relative de l'exo- et de l'endoascus, - l'absence de zone claire entre ces deux tuniques qui de ce fait demeurent appliquées l'une contre l'autre, - l'absence ou la présence discrète d'ondulations dans l'endoascus.

SUMMARY. — In unitunicate Pyrenomycetes the ascal wall comprises two superposed tunicae : 1. The thin, single or double exoascus; 2. The thicker endoascus, which belongs to three structural types (type I : fibrillar; type II : granular and then with parallel fibrils; type III : granular and then with reticulate fibrils). In comparison with bitunicate Pyrenomycetes, Unitunicates are characterized by : the relative thinness of exo- and endoascus, the absence of a clear space between the two coupled tunicae and the absence or weak presence of fibrillar waves in the endoascus.

MOTS CLÉS : Asques unituniqués, parois, ultrastructure, Pyrénomycètes.

Dans la première partie de ce travail (PARGUEY-LEDUC & JANEX-FAVRE, 1982) nous avons rappelé l'importance de la constitution de la paroi ascale comme critère de classification chez les Ascomycètes (depuis CHADEFAUD, 1942, 1960 et LUTTRELL, 1951). Après avoir rapporté des observations sur les asques de plusieurs espèces bituniquées, nous nous proposons, dans ce nouvel article, de décrire la paroi de quelques asques unituniqués.

* Laboratoire de Cryptogamie - Université Pierre et Marie Curie - 9, Quai Saint-Bernard, 75005 Paris.



Figures 1-6 : type I à endoascus fibrilleux. — 1-2 : *Diaporthe detrusa.* Endoascus à fibrilles parallèles, puis lâchement anastomosées; exoascus mince. 3-5 : *Diatrype disciformis.* Exoascus double, formé avant l'endoascus, à texture réticulo-fibrilleuse. 6 : *Clypeosphaeria mamillana.* Endoascus épais réticulo-fibrilleux et exoascus double, à surface pelucheuse. Asques coupés longitudinalement et présentés avec leur face externe vers le haut. Échelle : 0,1 μm.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les espèces examinées proviennent d'échantillons récoltés dans la nature :

Coniochaeta ligniaria (Grev.) Trav., trouvé sur des crottes diverses;
Clypeosphaeria mamillana (Fr.) Lamb., sur brindilles de Cornouiller sanguin;
Diaporthe detrusa (Fr.) Fuck., sur brindilles d'Épine-vinette;
Diatrype disciformis (Hoffm. ex Fr.) Fries, sur brindilles de Hêtre;
Diatrypella quercina (Persoon ex Fr.) Cooke, sur brindilles de Chêne;
Hercospora tiliae (Persoon ex Fr.) Tul., sur brindilles de Tilleul;
Hypoxylon coccineum Bull., sur brindilles de Noisetier;;
Pleurage curvula (de Bary) Kuntze, sur crottes d'Ane;
Ustulina deusta (Hoffm. ex Fr.) Petrak, sur brindilles de Hêtre;
Valsa ceratophora Tul., sur brindilles d'Osier;
Vialaea insculpta (Fr.) Sacc., sur brindilles de Houx.

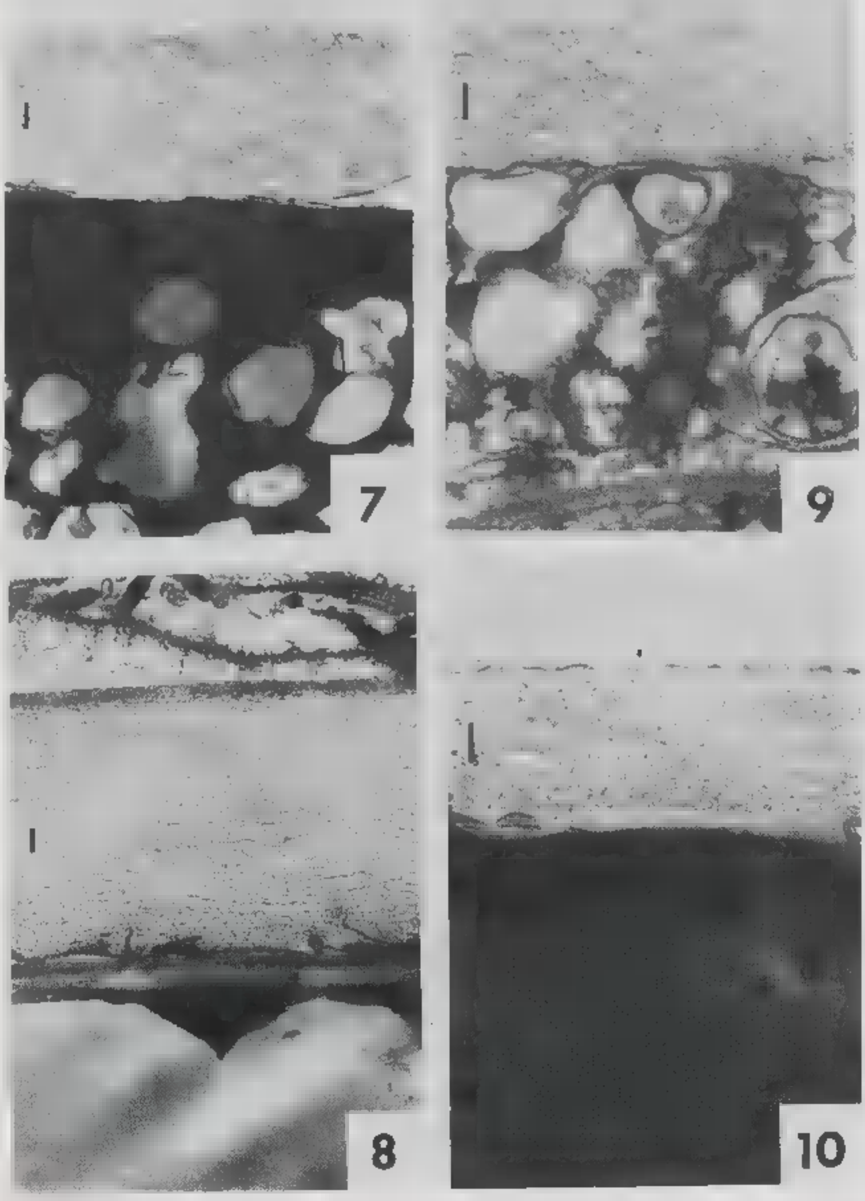
Tous les échantillons ont été traités par les méthodes classiques en microscopie électronique à transmission : double fixation par le glutaraldéhyde à 4 % et le tétroxyde d'osmium à 2 %, avec tampon de Sörensen; inclusion dans la résine de Spurr. Les deux fixateurs ont été choisis en raison de leur aptitude à faire apparaître des détails ultrastructuraux dans les parois, tant ascales qu'ascosporales.

Les coupes ont été contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb (5 à 12 minutes) ou traitées par la technique de Thiéry (Fig. 3, 4, 11, 18, 26, 28, 29, 30).

RÉSULTATS

Nos observations nous ont permis de rattacher les parois des asques des Pyrénomycètes unituniqués à trois types, fondés sur la texture de l'endoascus, observée en microscopie électronique : un type fibrilleux (I) et deux types granulo-fibrilleux (II et III). Dans ces deux derniers types, l'endoascus est successivement granuleux puis fibrilleux au cours de la maturation de l'asque, les fibrilles sont superposées dans le type II et anastomosées dans le type III. Nous avons, de plus, observé une structure particulière de l'endoascus dans divers asques uninucléés, autour de la zone nucléaire.

Figures 1-6 : type I, with fibrillar endoascus. — 1-2 : *Diaporthe detrusa.* Endoascus with parallel, then loosely anastomosed fibrillae; thin exoascus. 3-5 : *Diatrype disciformis.* Double exoascus differentiated before the reticulate-fibrillar endoascus. 6 : *Clypeosphaeria mamillana.* Thick reticulate-fibrillar endoascus; double superficially fluffy exoascus. Longisections of asci, external face above. Scale : 0,1 μm.



Figures 7-10 : type I à endoascus fibrilleux (suite). — 7-8 : *Vialaea insculpta.* Endoascus d'emblée réticulo-fibrilleux; exoascus formé tardivement. 9-10 : *Hercospora tiliae.* Idem, mais les mailles du réseau sont plus allongées sur les coupes transversales que sur les coupes longitudinales. Asques coupés longitudinalement (Fig. 7, 8 et 10) ou transversalement (Fig. 9) et présentés avec leur face externe vers le haut (Échelle : 0,1 µm).

1) Type I à endoascus fibrilleux

Il est réalisé, avec des variantes, chez le *Clypeosphaeria mamillana*, le *Diaporthe detrusa*, le *Diatrype disciformis*, l'*Hercospora tiliae* et le *Vialaea insculpta*.

Chez le *Diaporthe detrusa*, au plus jeune stade observé (Fig. 1), la paroi ascale, mince, apparaît formée de fibrilles groupées en couches disposées parallèlement au plasmalemme. Au stade suivant, elles deviennent plus nombreuses, ce qui va de pair avec l'épaississement de la paroi; à leur surface sont visibles des dépôts opaques aux électrons. Ceux-ci, de plus en plus nombreux, deviennent jointifs et forment ensuite une couche mince, continue et sombre, qui constitue l'exoascus (Fig. 2). La couche interne, fibrilleuse, représente, quant à elle, l'endoascus. Au stade final, ses fibrilles présentent entre elles des anastomoses, peu nombreuses, qui lui donnent l'apparence d'un réseau lâche.

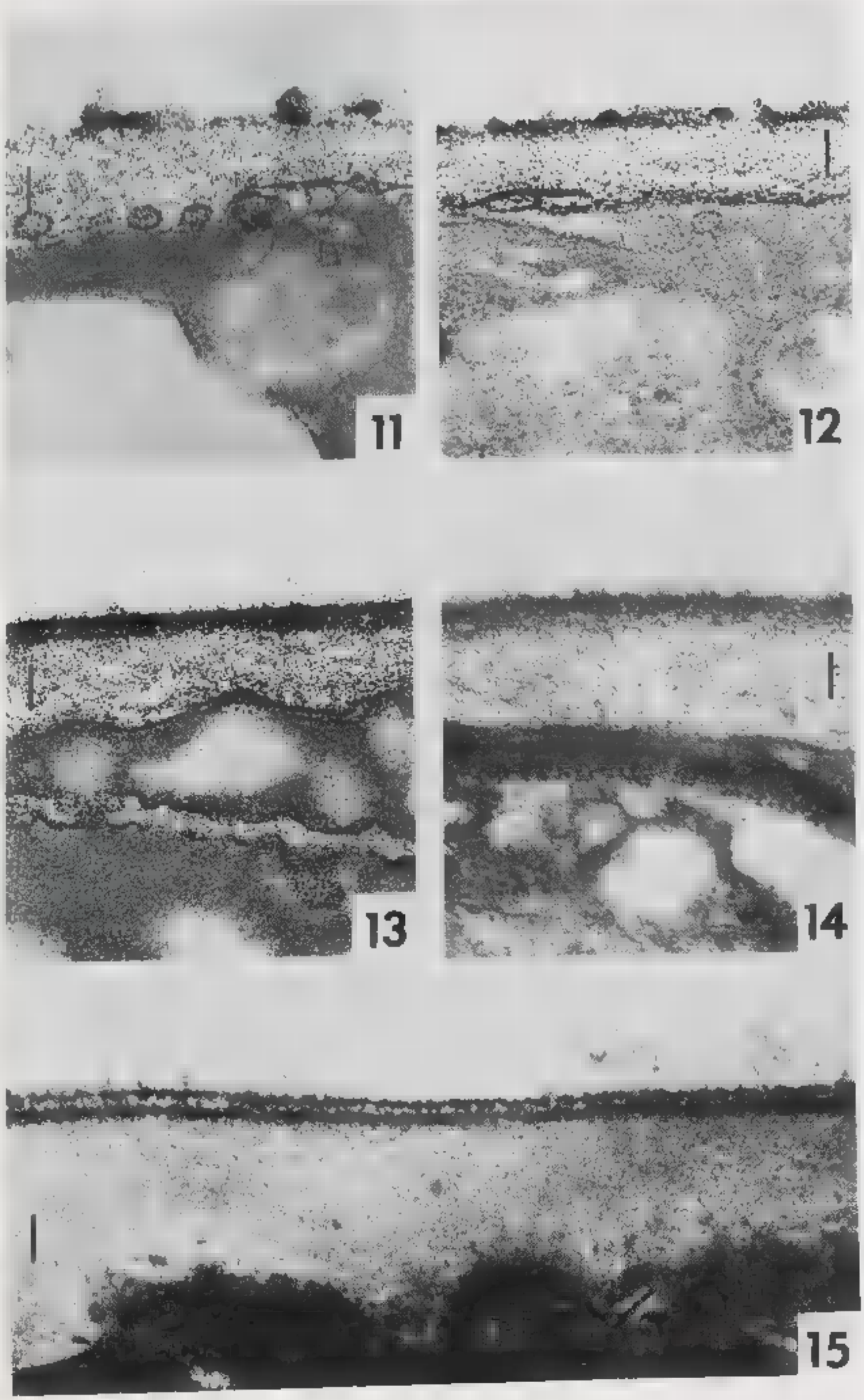
Chez le *Diatrype disciformis*, l'endoascus ne se forme qu'après l'exoascus. Ce dernier apparaît très précocement composé de deux couches (Fig. 3) : une couche interne régulière, granuleuse et sombre, et une couche externe plus mince et plus sombre, formée d'un alignement de masses granuleuses. L'endoascus apparaît entre l'exoascus et le plasmalemme, sous forme d'îlots clairs qui confluent ensuite en une couche continue. Celle-ci s'épaissit, avec adjonction de vésicules provenant de l'épiplasme (Fig. 4). Dès ce stade, l'endoascus présente une texture réticulo-fibrilleuse, qui devient plus nette encore ultérieurement; au stade adulte il est beaucoup plus épais que l'exoascus et entièrement formé d'un réseau de fibrilles à mailles étirées selon la longueur de l'asque (Fig. 5).

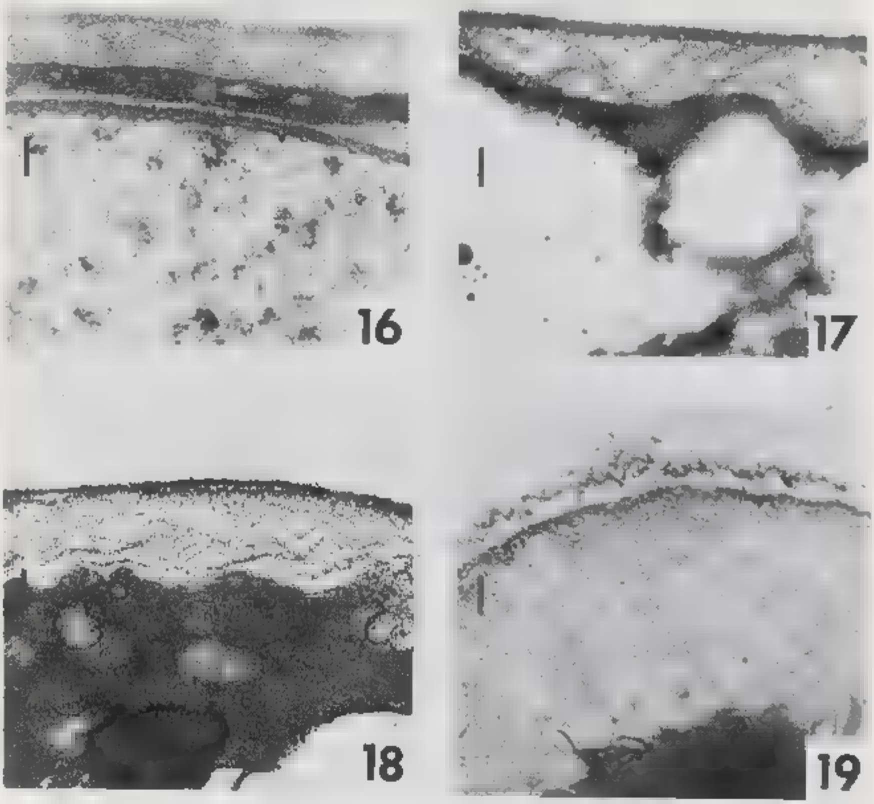
La paroi ascale du *Clypeosphaeria mamillana* présente de grandes ressemblances, du point de vue structural, avec celle du *Diatrype disciformis* : endoascus épais, réticulo-fibrilleux, et exoascus mince, subdivisé en deux couches (Fig. 6). Chez le *Clypeosphaeria*, la couche externe de l'exoascus apparaît sous forme d'une ligne continue, à surface pelucheuse, la couche interne étant plus discrète.

Chez le *Vialaea insculpta* et l'*Hercospora tiliae*, l'endoascus, qui se forme avant l'exoascus, présente d'emblée une texture réticulo-fibrilleuse (Fig. 7 et 9). Chez le *Vialaea*, les mailles du réseau sont allongées dans toutes les directions (Fig. 7); au contraire, chez l'*Hercospora*, elles ne le sont que sur les coupes transversales (Fig. 9), tandis que sur les coupes longitudinales de la paroi ascale elles ont une forme arrondie (Fig. 10). Chez le *Vialaea*, l'exoascus, qui apparaît sous l'aspect d'une rangée de peluches discrètes à la surface de l'endoascus,

---

Figures 7-10 : type I, with fibrillar endoascus (continuation). — 7-8 : *Vialaea insculpta*. Directly reticulate-fibrillar endoascus; later forming exoascus. 9-10 : *Hercospora tiliae*. Idem, but the meshes of the network are wider on transections than on longisections. Longisections (Fig. 7, 8 and 10) or transection (Fig. 9) of asci, external face above. Scale : 0,1 µm.


11
12
13
14
15

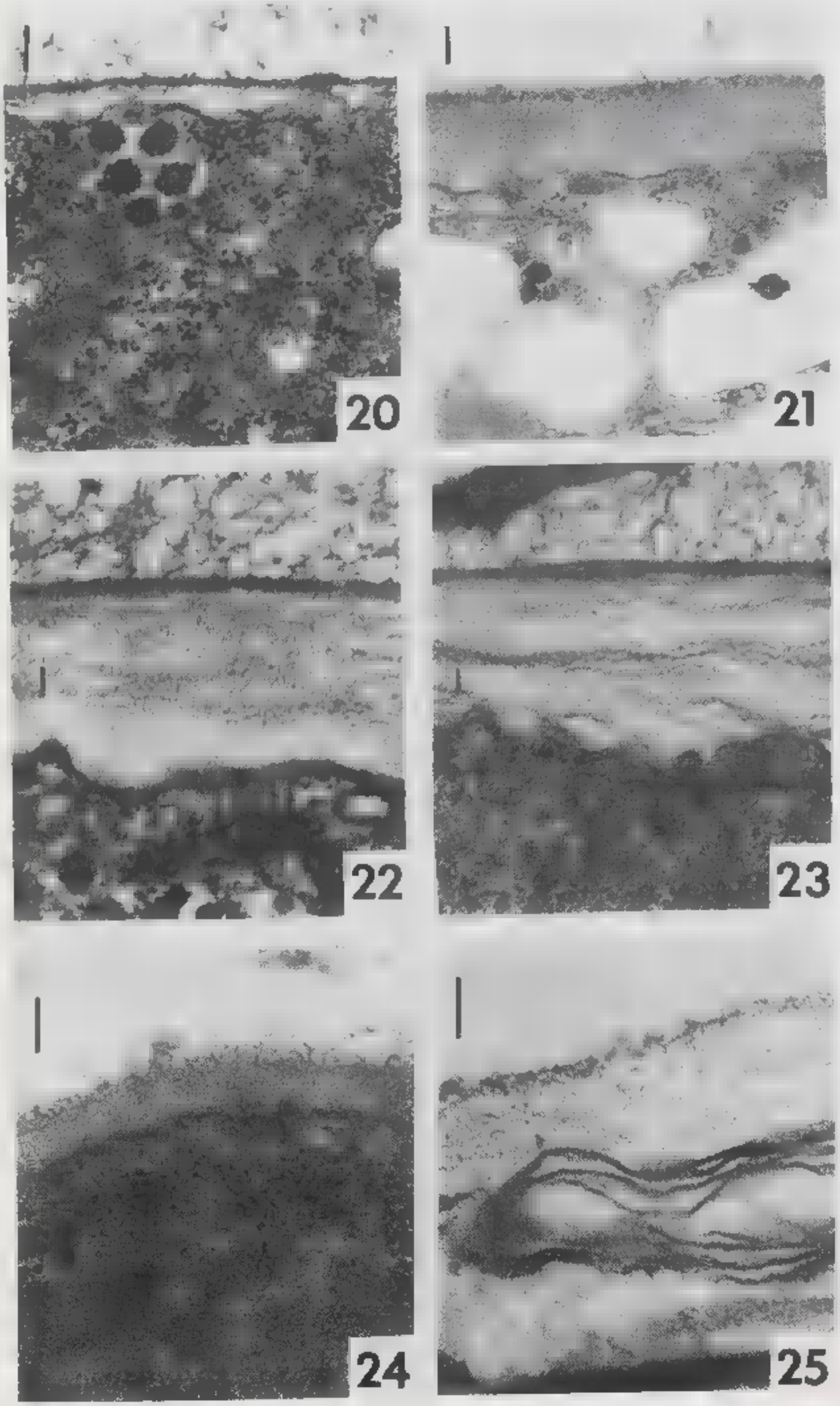


Figures 16-19 : type II à endoascus initialement granuleux, puis à fibrilles superposées (suite). — 16-17 : *Coniochaeta ligniaria.* Endoascus à fibrilles superposées devenant onleuses. 18 : *Hypoxylon coccineum.* Idem. 19 : *Ustulina deusta.* Endoascus très épais à fibrilles formant des zig-zags comme dans la paroi des asques bituniqués; exoascus mince, à couche externe ■ desquamant. Asques coupés longitudinalement (Fig. 16-18) ou transversalement (Fig. 19) et présentés avec leur face externe vers le haut. Échelle : 0,1 µm.

Figures 16-19 : type II, endoascus initially granular and later with superposed fibrillae (continuation). — 16-17 : *Coniochaeta ligniaria.* Endoascus whose superposed fibrillae become wavy. 18 : *Hypoxylon coccineum.* Idem. 19 : *Ustulina deusta.* Very thick endoascus, whose fibrillae form zig-zags as in bitunicate asci; thin exoascus, with peeling external layer. Longisections (Fig. 16-18) or transection (Fig. 19) of asci, external face above. Scale : 0,1 µm.

Figures 11-15 : type II à endoascus initialement granuleux. — 11-13 : *Hypoxylon coccineum.* Endoascus granuleux, épais, et exoascus mince, d'abord formé de masses granuleuses éparses, puis continu. 14 : *Coniochaeta ligniaria.* Endoascus granuleux, épais, et exoascus également granuleux, mais plus sombre et mince. 15 : *Ustulina deusta.* Endoascus granuleux, épais, et exoascus mince, mais double. Asques coupés longitudinalement et présentés avec leur face externe vers le haut. Échelle : 0,1 µm.

Figures 11-15 : type II, with initially granular endoascus. — 11-13 : *Hypoxylon coccineum.* Thick granular endoascus; thin exoascus, first composed of scattered granular masses, and then continuous. 14 : *Coniochaeta ligniaria.* Thick granular endoascus and darker thin granular exoascus. 15 : *Ustulina deusta.* Thick granular endoascus; thin double exoascus. Longisections of asci, external face above. Scale : 0,1 µm.


20
21
22
23
24
25

est nettement individualisé au stade adulte, formant une couche très régulière et opaque aux électrons, beaucoup plus mince que l'endoascus (Fig. 8); chez l'*Hercospora*, l'exoascus demeure mince et discontinu (Fig. 10).

2) Type II à endoascus initialement granuleux, puis à fibrilles superposées

Ce type est réalisé chez le *Coniochaeta ligniaria*, l'*Hypoxylon coccineum* et l'*Ustulina deusta*. Sa formation comporte trois stades :

a) 1er stade : chez l'*H. coccineum* (Fig. 11), la paroi de l'asque est d'abord constituée par une couche unique granuleuse, homogène, à la surface de laquelle sont visibles de petites masses sombres irrégulières;

b) 2ème stade : une couche superficielle sombre s'étant constituée, par suite de la confluence de ces masses sombres (Fig. 12 : *H. coccineum*), la paroi ascale est dès lors composée de deux couches : exo- et endoascus, ce dernier demeurant granuleux (Fig. 13 : *H. coccineum* et Fig. 14 : *C. ligniaria*). Chez l'*U. deusta* (Fig. 15), l'exoascus est plus complexe que chez les deux autres espèces; il comporte deux couches opaques aux électrons, séparées par une couche claire.

c) 3ème stade : la texture de l'endoascus se modifie : les granules s'organisent en fibrilles superposées qui, d'abord rectilignes, deviennent ensuite onduleuses (Fig. 16, puis 17 : *C. ligniaria*; Fig. 18 : *H. coccineum*). Chez l'*U. deusta* (Fig. 19) les fibrilles de l'endoascus, disposées parallèlement entre elles, dessinent des ondulations particulièrement marquées et tendent même à former des zig-zags, comme le font les fibrilles composant l'endoascus des asques bituniqués typiques (PARGUEY-LEDUC & JANEX-FAVRE, 1982).

L'exoascus demeure nettement visible, généralement sous forme d'une ligne mince fortement opaque aux électrons. Chez l'*U. deusta*, où l'exoascus est complexe, la couche superficielle pelucheuse tend à se desquamer (Fig. 19).

3) Type III à endoascus initialement granuleux, puis à fibrilles anastomosées

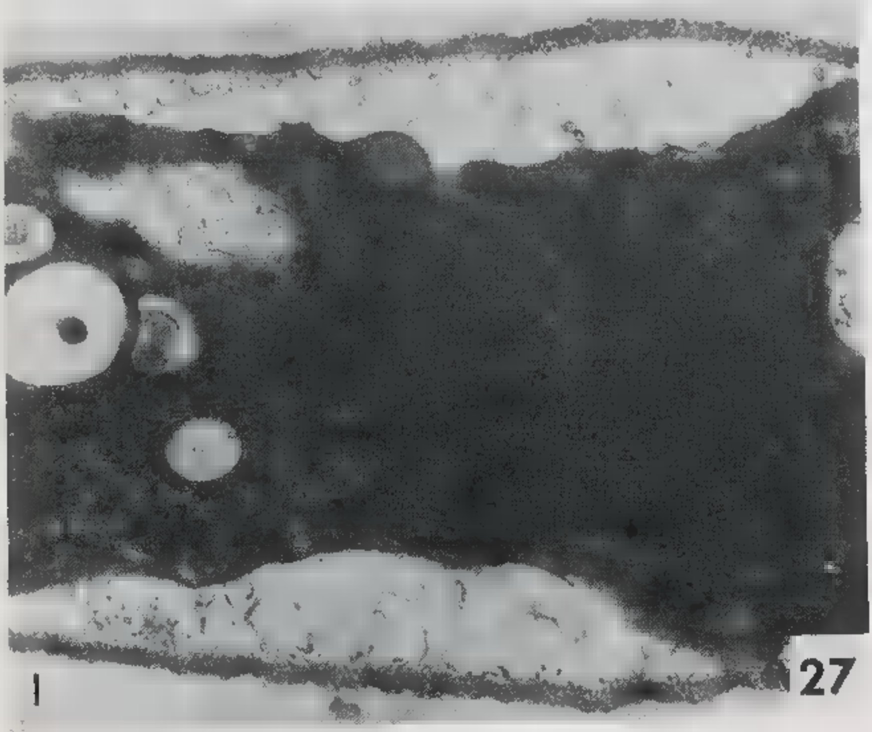
Ce type est réalisé chez le *Pleurage curvula* et le *Valsa ceratophora*.

Figures 20-25 : type III à endoascus initialement granuleux, puis à fibrilles anastomosées. – 20-23 : *Pleurage curvula*. Évolution de l'endoascus et de l'exoascus, celui-ci d'abord mince et simple, puis épais et finalement double; présence d'un réseau interascal dense. 24-25 : *Valsa ceratophora*. Évolution de l'endoascus et de l'exoascus, formé de granules épais et demeurant discontinu. Asques coupés longitudinalement et présentés avec leur face externe vers le haut. Échelle : 0,1 µm.

Figures 20-25 : type III, endoascus initially granular and later with anastomosed fibrillae. 20-23 : *Pleurage curvula*. Endo- and exoascus evolution; first thin and simple the exoascus becomes thicker and is finally double; dense interascal network. 24-25 : *Valsa ceratophora*. Endo- and exoascus evolution : exoascus composed of thick granules and remaining discontinuous. Longisections of asci, external face above. Scale : 0,1 µm.



26



27

Chez le *P. curvula*, l'endoascus apparaît sous forme d'îlots clairs, granuleux, irréguliers, situés entre les ondulations du plasmalemme et l'exoascus, lui-même sombre, mince, régulier, en liaison avec un réseau interascal, vers l'extérieur (Fig. 20). Par la suite l'endoascus s'épaissit, devient régulier et densément granuleux (Fig. 21), puis s'y forment des fibrilles (Fig. 22), qui s'anastomosent entre elles (Fig. 23). Corrélativement, l'exoascus tend à se dédoubler, sa couche externe demeurant en continuité avec le réseau interascal dense (Fig. 23).

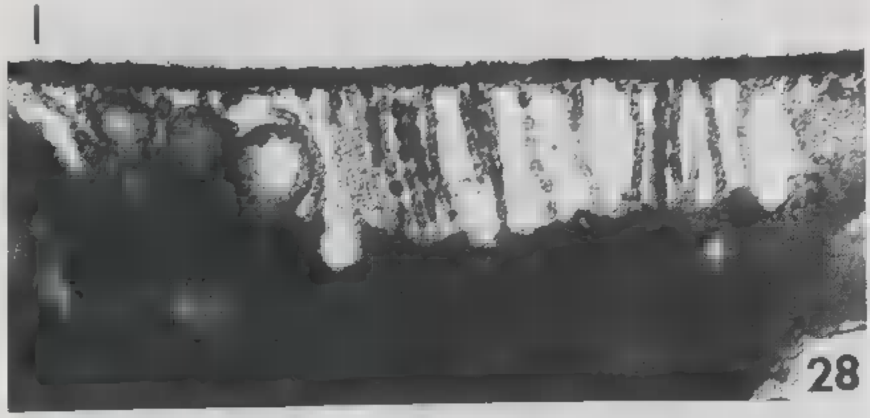
Chez le *Valsa ceratophora*, la paroi ascale est plus simple. L'exoascus, qui apparaît sous forme de granules dispersés à la surface de l'endoascus et reliés au réseau interascal (Fig. 24), demeure discontinu au stade adulte (Fig. 25). L'endoascus, beaucoup plus épais, est d'abord densément granuleux et sombre aux électrons (Fig. 24), puis finalement constitué de fibrilles lâchement anastomosées (Fig. 25).

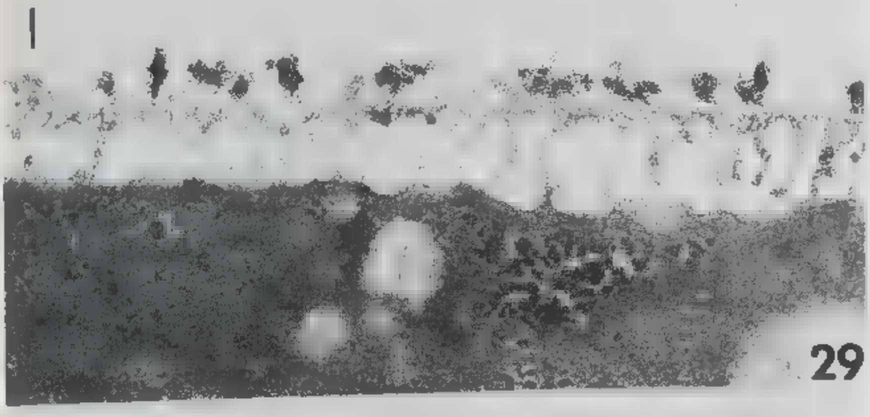
4) Structure particulière de l'endoascus dans la zone périnucléaire de certains asques unituniqués

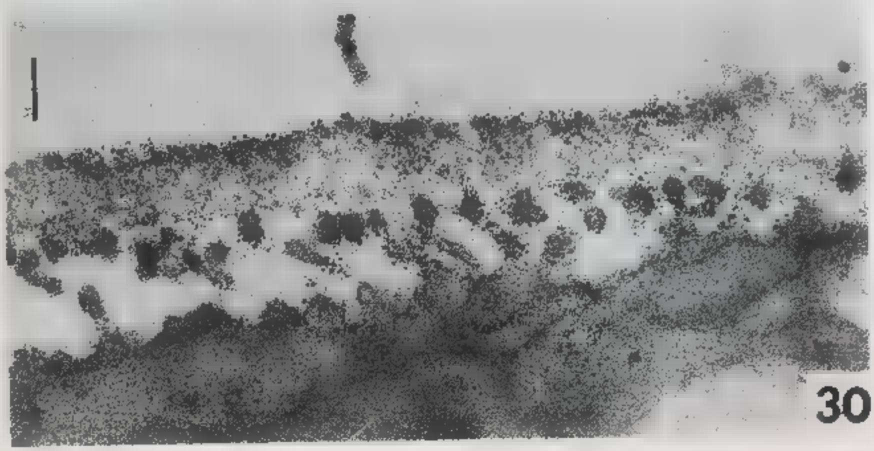
Dans les asques jeunes, encore uninucléés, de diverses espèces, une structure particulière a été observée dans la paroi ascale, autour de la zone nucléaire. Sur les coupes longitudinales des asques, à ce stade, cette région présente, par rapport au reste de l'asque, une nette constriction du cytoplasme, réduit à une mince couche entourant le volumineux noyau. Autour, alors que l'exoascus, sombre, demeure mince et régulier, l'endoascus, nettement épaissi, forme un manchon à section lenticulaire, fortement convexe vers l'intérieur de l'asque (Fig. 26 : *H. coccineum* et Fig. 27 : *D. disciformis*). Ce manchon est traversé de fins piliers droits ou courbes, simples ou ramifiés, perpendiculaires à l'exoascus et reliant celui-ci au plasmalemme (Fig. 28 : *H. coccineum* et Fig. 29 : *Diatrypella quercina*). Ces piliers présentent des constrictions régulières, leur donnant un aspect moniliforme (Fig. 28 : *H. coccineum* et Fig. 30 : *D. disciformis*), et tendent à se fragmenter en petites vésicules; celles-ci interviennent probablement dans l'élongation de la paroi ascale.

Figures 26 et 27 : structure particulière de l'endoascus dans la zone périnucléaire de certains asques, au stade du noyau diploïde. — 26 : *Hypoxylon coccineum*. 27 : *Diatrype disciformis*. Sous l'exoascus sombre et régulier l'endoascus forme un manchon à section lenticulaire fortement convexe vers l'intérieur de l'asque. Asques coupés longitudinalement. Échelle : 0,2 µm.

Figures 26-27 : special endoascal structure in the perinuclear zone of some asci, at the diploid nucleus stage. 26 : *Hypoxylon coccineum*. 27 : *Diatrype disciformis*. Under the dark regular exoascus the endoascus forms a lenticular muff, strongly convex to the ascus interior. Longisections of asci. Scale 0,2 µm.


28


29


30

COMPARAISON ET DISCUSSION

Ce travail étant limité à une description de la structure de la paroi ascale des Unituniqués, nous n'aborderons pas la question de la constitution chimique de cette paroi, ni celle du rôle du cytoplasme et du plasmalemme dans son élaboration.

1) Ultrastructure des asques unituniqués des Pyrénomycètes

Divers auteurs ont observé et décrit les parois des asques de Pyrénomycètes unituniqués. Chez toutes les espèces examinées, cette paroi est constituée de deux couches, mais certains auteurs refusent d'y reconnaître un exo- et un endoascus (GREENHALGH & EVANS, 1967; REEVES, 1971; BECKETT & CRAWFORD, 1973; HOHL & STREIT, 1975).

En ce qui concerne la structure en microscopie électronique, les données dont on dispose pour les Pyrénomycètes sont souvent partielles. D'une part elles sont généralement relatives à la paroi de l'asque observé uniquement à l'état adulte : en conséquence, l'évolution de la structure, au cours de la maturation de l'asque, n'est pas envisagée. D'autre part, elles concernent le plus souvent seulement la région sommitale de l'asque, entourant l'appareil apical : or, dans cette région, la structure de la paroi peut différer quelque peu de celle du reste de l'asque. Nous avons toutefois tenté de rattacher aux types que nous venons de décrire les asques des Pyrénomycètes unituniqués qui ont fait l'objet d'études ultrastructurales.

a) L'endoascus des asques adultes présente une texture fibrilleuse avec fibrilles superposées, chez le *Diaporthe eres*, le *Quaternaria quaternata* et le *Lasiosphaeria spermoides* étudiés par GRIFFITHS (1973) : les fibrilles de l'endoascus y sont onduleuses, comme chez le *Coniochaeta ligniaria* et l'*Hypoxylon coccineum*. Quant à l'exoascus, il se présente comme une mince couche plus opaque aux électrons et fortement pelucheuse chez le *Diaporthe eres*. Les asques jeunes n'ayant pas été décrits, il n'est pas possible de rattacher ces

---

Figures 28-30 : structure particulière de l'endoascus dans la zone périnucléaire (détails). — 28 : *Hypoxylon coccineum*. Endoascus formé de piliers radiaires, droits, courbes ou moniliformes; exoascus sombre et régulier. 29 : *Diatrypella quercina*. Endoascus à piliers plus fins, droits ou courbes; exoascus double, à couche superficielle formée de granules dispersés. 30 : *Diatrype disciformis*. Endoascus à piliers épais et courts; exoascus double, épais et granuleux. Asques coupés longitudinalement et présentés avec leur face externe vers le haut. Échelle : 0,1 μm.

Figures 28-30 : special endoascal structure in the perinuclear zone (details). — 28 : *Hypoxylon coccineum*. Endoascus formed of straight, curved or moniliform radial pillars; dark regular exoascus. 29 : *Diatrypella quercina*. Endoascus with slenderer straight or curved pillars; double exoascus with superficial part composed of scattered granules. 30 : *Diatrype disciformis*. Endoascus with thick and short pillars; double thick granular exoascus. Longisections of asci, external face above. Scale : 0,1 μm.

espèces de façon précise au type I ou au type II. Il en est de même chez le *Sordaria fimicola* (REEVES, 1971), où les fibrilles endoascales sont, dans l'asque adulte, disposées en couches parallèles, plus nettes sur les coupes transversales que sur les coupes longitudinales.

Enfin, un type à endoascus fibrilleux semble également réalisé chez le *Xylaria polymorpha* (SCHRANTZ, 1970); l'asque jeune a une paroi très mince constituée par une couche unique granulo-fibrillaire, tandis qu'au stade adulte deux couches sont distinctes : l'exoascus, couche mince pelucheuse, et l'endoascus, très épais, à fibrilles orientées perpendiculairement au plasmalemme.

b) Chez deux des espèces étudiées par GRIFFITHS (1973): le *Ceratostomella ampullasca* et l'*Hypoxylon multiforme*, peut être reconnu un type de structure endoascale que nous n'avons pas nous-même rencontré : en effet, l'endoascus, initialement granuleux, le demeure jusqu'au stade final. L'exoascus, également granuleux, mais beaucoup plus sombre, est très mince chez l'*H. multiforme*, un peu plus épais et pelucheux chez le *C. ampullasca*.

A ce même type granuleux se rattachent les asques de l'*Hypoxylon fragiforme* (GREENHALGH & EVANS, 1967), ceux du *Sordaria humana* et du *Neurospora crassa* (BECKETT, 1981); il faut toutefois remarquer que l'asque du *S. humana* figuré par BECKETT semble être à un stade très jeune, de sorte qu'il n'a peut-être pas acquis sa structure définitive.

c) Un dernier type, qualifié par BECKETT & al. (1974) et BECKETT (1981) de granulo-fibrillaire, peut être illustré, selon cet auteur, par le *Rosellinia aquila* et le *Xylaria longipes* (BECKETT & CRAWFORD, 1973).

Ces données montrent que chez les Pyrénomycètes unituniqués les parois ascales présentent des types structuraux très divers. L'éventail des espèces étudiées par les divers auteurs cités et par nous-mêmes, nous a conduites à rechercher une éventuelle corrélation entre la structure des parois ascales et les ordres, définis en systématique : malheureusement, il s'avère qu'il n'en apparaît clairement aucune. Ainsi, par exemple, l'ordre des Xylariales présente pratiquement tous les types de parois et, qui plus est, dans cet ordre les différentes espèces du genre *Hypoxylon* se rattachent elles-mêmes à deux types distincts.

2) Ultrastructure des asques unituniqués des Discomycètes

La paroi des asques des Discomycètes unituniqués inoperculés paraît plus complexe que celle des Pyrénomycètes puisque, selon CODRON (1974), BELLEMERE (1975, 1977), BELLEMERE & HAFFELNER (1982 a), elle comporte fondamentalement quatre couches diversement réactives au test de Thiéry : deux couches externes (a et b) constituant l'exoascus et deux couches internes (c et d) correspondant à l'endoascus. C'est la couche c qui est la plus importante, elle présente généralement une structure stratifiée; par contre la couche d, généralement plus mince, peut même faire défaut.

Chez les Discomycètes operculés, classiquement rattachés aux Unituniqués, la paroi ascale comporte deux couches (van BRUMMELEN, 1978; SAMUEL-

SON, 1978). Très distinctes, ces deux couches de la paroi ascale ne sont pas séparables l'une de l'autre lors de la déhiscence de l'asque (SAMUELSON, 1978).

3) Comparaison avec les asques bituniqués des Pyrénomycètes

De très nettes différences apparaissent, à l'échelle ultrastructurale, lorsqu'on compare les parois des asques uni- et bituniqués typiques des Pyrénomycètes (PARGUEY-LEDUC & JANEX-FAVRE, 1982) :

– la paroi des asques bituniqués est beaucoup plus épaisse que celle des Unituniqués, tant dans son ensemble que pour chacune des couches constituantes, exo- et endoascus;

– au stade final, chez les Pyrénomycètes bituniqués, l'exo- et l'endoascus, tous deux fibrilleux, présentent une texture complexe. Dans l'exoascus, les fibrilles, parallèles entre elles, dessinent d'amples ondulations; dans l'endoascus, elles sont beaucoup plus densément superposées et plissées en accordéon, ainsi que l'avait déjà montré REYNOLDS (1971). Chez les Pyrénomycètes unituniqués, les textures de l'exo- et de l'endoascus sont, ainsi qu'on vient de le voir, variables selon les types;

– une particularité remarquable des Bituniqués typiques, qui nous paraît être une différence essentielle avec les Unituniqués, est l'existence d'un espace clair, situé entre l'exo- et l'endoascus, et distinct dès les premiers stades de l'évolution de la paroi ascale (SCHRANTZ, 1970; PARGUEY-LEDUC, 1977; PARGUEY-LEDUC & JANEX-FAVRE, 1982). Rappelons que cet espace n'a pas été observé chez les Discomycètes bituniqués (BELLEMERE, 1971) et chez l'Hystériale *Hysterographium fraxini* (BELLEMERE & HAFELLNER, 1982 b).

Du point de vue structural, chez les Pyrénomycètes, la paroi des asques unituniqués est beaucoup plus variable, mais cependant jamais aussi complexe, à l'état adulte, que celle des asques bituniqués. Certaines observations semblent indiquer toutefois que la couche interne de la paroi est bien équivalente dans les deux types. En effet, chez certaines espèces, telle l'*Ustulina deusta*, cette couche interne est formée de fibrilles disposées en zig-zags lâches. Cette disposition rappelle le plissement en accordéon, beaucoup plus marqué, des fibrilles de l'endoascus des Bituniqués; elle semble donc bien caractériser cette couche. Elle se retrouve d'ailleurs non seulement chez les Pyrénomycètes bituniqués et certains Pyrénomycètes unituniqués, comme nous venons de l'indiquer, mais aussi chez les Discomycètes bituniqués (BELLEMERE, 1971), l'Hystériale *Hysterographium fraxini* (BELLEMERE & HAFELLNER, 1982 b) et divers Discolichens de l'ordre des Lécanorales (HONEGGER, 1978, 1980; BELLEMERE & HAFELLNER, 1983).

Du point de vue fonctionnel, la différence essentielle opposant les Unituniqués aux Bituniqués reposerait donc sur la présence, chez ces derniers exclusivement, d'un espace clair entre l'exo- et l'endoascus; celui-ci favorise probablement le glissement d'une couche sur l'autre, lors de la déhiscence. Au contraire, chez les Pyrénomycètes unituniqués, l'espace clair n'existant pas, les deux couches de la paroi demeurent solidaires.

Ainsi, en conclusion, chez les Unituniqués les deux couches de la paroi peuvent, du point de vue fonctionnel, être assimilées à une couche unique, comme l'a déjà affirmé LUTTRELL en 1951. Par contre, du point de vue structural, on doit considérer, en accord avec CHADEFAUD (depuis 1960), que la paroi des asques unituniqués est bien constituée de deux couches comparables à celles des Bituniqués.

Nous avons plaisir à remercier C. FOURNIGAULT et N. JAMPSIN pour leur précieuse collaboration technique.

BIBLIOGRAPHIE

BECKETT A. and CRAWFORD R.M., 1973 — The development and fine structure of the ascus apex and its role during spore discharge in *Xylaria longipes*. *New Phytol.* 72 : 357-369.

BECKETT A., HEATH I.B. and McLAUGHLIN D.J., 1974 — An atlas of fungal ultrastructure. London, Longman, 221 p.

BECKETT A., 1981 — The ascus with an apical pore : development, composition and function - Ascomycete Systematics. Springer N.Y., Heidelberg, Berlin, Reynolds : 7-27.

BELLEMERE A., 1971 — Les asques et les apothécies des Discomycètes bituniqués. *Ann. Sci. Nat.* 12 : 429-463.

BELLEMERE A., 1975 — Étude ultrastructurale des asques : la paroi, l'appareil apical, la paroi des ascospores chez des Discomycètes inoperculés et des Hystériales. *Physiol. Vég.* 13 : 393-406.

BELLEMERE A., 1977 — L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes : étude ultrastructurale comparative. *Rev. Mycol.* 41 : 233-264.

BELLEMERE A. et HAFELLNER J., 1982 a — L'ultrastructure des asques du genre *Dactylospora* (Discomycètes) et son intérêt taxonomique. *Cryptogamie, Mycol.* 3 : 71-93.

BELLEMERE A. et HAFELLNER J., 1982 b — Étude ultrastructurale des asques bituniqués de l'*Hysterographium fraxini* (Pers. ex Fr.) de Not. (Ascomycètes, Hystériales) : développement de la paroi et déhiscence. *Cryptogamie, Mycol.* 3 : 261-295.

BELLEMERE A. et HAFELLNER J., 1983 — L'appareil apical des asques et la paroi des ascospores du *Catolechia wahlenbergii* (Ach.) Flotow ex Koerber et de l'*Epilichen scabrosus* (Ach.) Clem. ex Haf. (Lichens, Lécanorales) : étude ultrastructurale. *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 4 : 1-36.

BRUMMELEN J. van, 1978 — The operculate ascus and allied forms. *Persoonia* 10 : 113-128.

CHADEFAUD M., 1942 — Etudes d'asques. II. Structure et anatomie comparée de l'appareil apical des asques chez divers Discomycètes et Pyrénomycètes. Copie revue et corrigée. *Rev. Mycol.* 7 : 57-88.

CHADEFAUD M., 1960 — Les végétaux non vasculaires (Cryptogames). *In* : CHADEFAUD M. & EMBERGER L., *Traité de Botanique*. Paris, Masson, I : 1018 p.

CODRON D., 1974 — Étude ultrastructurale de quelques points du développement des asques du *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary. *Ann. Sci. Nat., Bot.* 12ème série, 15 : 255-276.

GREENHALGH G.N. and EVANS L.V., 1967 — The structure of the ascus apex in *Hypoxylon fragiforme* with reference to ascospore release in this and related species. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 50 : 183-188.

GRIFFITHS H.B., 1973 — Fine structure of seven unitunicate Pyrenomycete asci. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 60 : 261-271.

HOHL H.R. and STREIT W., 1975 — Ultrastructure of ascus, ascospore and ascocarp in *Neurospora lineolata. Mycologia* 67 : 367-381.

HONEGGER R., 1978 — The ascus apex in lichenized Fungi. I. The *Lecanora-, Peltigera-* and *Teloschistes* types. *Lichenologist* 10 : 47-67.

HONEGGER R., 1980 — The ascus apex in lichenized Fungi II. The *Rhizocarpon* type. *Lichenologist* 12 : 157-172.

LUTTRELL E.S., 1951 — Taxonomy of the Pyrenomycetes. *Univ. Missouri Stud. Sci. Ser.* 24 : 120 p.

PARGUEY-LEDUC A., 1977 — Les asques des Pyrénomycètes. *Rev. Mycol.* 41 : 281-338.

PARGUEY-LEDUC A. et JANEX-FAVRE M.C., 1982 — La paroi des asques chez les Pyrénomycètes : étude ultrastructurale. I. Les asques bituniqués typiques. *Canad. J. Bot.* 60 : 1222-1230.

REEVES F.B., 1971 — The structure of the ascus apex in *Sordaria fimicola. Mycologia* 63 : 204-212.

REYNOLDS D.R., 1971 — Wall structure of a bitunicate ascus. *Planta* 98 : 244-257.

SAMUELSON D.A., 1978 — Asci of the Pezizales. VI. The apical apparatus of *Morchella esculenta, Helvella crispa* and *Rhizina undulata.* General discussion. *Canad. J. Bot.* 56 : 3069-3082.

SCHRANTZ J.P., 1970 — Étude cytologique, en microscopie optique et électronique, de quelques Ascomycètes. II. La paroi. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 33 : 111-168.